

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DES GENRES GUYANO-AMAZONIENS *TOCOCA* AUBL. ET *MAIETA* AUBL. (MÉLASTOMACÉES) ET DE LEURS POCHES FOLIAIRES

par R. SCHNELL

Les genres *Maieta* Aubl. et *Tococa* Aubl., appartenant à la tribu des Miconiées, renferment tous deux des espèces pourvues de myrmécodomaties foliaires¹. Parmi celles-ci *M. guianensis* Aubl. et *T. guianensis* Aubl. vivent tous deux dans la région guyano-amazonienne. Dans ces deux espèces, les poches (« formicaires ») se trouvent à la base de la feuille, mais leur disposition morphologique est notablement différente. Ces structures ont été décrites et figurées dès 1775 par AUBLET (I, p. 434 et 438; III, pl. 174 et 176), puis par MARTIUS (Fl. Br.).

La myrmécodomatie est, suivant les termes d'AUBLET (p. 444), une « vessie partagée en deux parties par une cloison moyenne ». Le même auteur a mentionné la fréquentation des poches de *Tococa* par des fourmis, qui pénètrent par « deux trous qui se trouvent placés au bas de la feuille, en-dessous, entre les deux nervures intermédiaires ». Si des descriptions souvent précises ont été données des plantes myrmécophiles, et particulièrement des *Tococa* et *Maieta*, leur aspect biologique a surtout été envisagé sous l'angle d'une symbiose, souvent discutée, et de l'utilité de ces structures pour la plante (cf. DOUGLAS MELIN, 1930-1931). Par contre l'aspect véritablement morphologique de ces structures a généralement été négligé par les auteurs. K. SCHUMANN (1888) a cependant proposé une fort intéressante interprétation morphologique de ces myrmécodomaties des Mélastomacées.

MYRMÉCODOMATIES ET ANISOPHYLLIE CHEZ *MAIETA GUIANENSIS*

*Maieta guianensis*² est remarquable par l'anisophyllie de ses rameaux : chaque nœud porte une feuille normale, pourvue d'une myrmécodomatie, et une feuille de petite taille, dépourvue de poche. Ainsi les feuilles à myrmécodomaties, sur un même rameau, alternent, se trouvant successivement soit à droite soit à gauche.

1. Sur la systématique des espèces myrmécophiles de ces genres, voir GLEASON, 1931.

2. On trouvera des figures de cette espèce dans : AUBLET, 1775, MARTIUS, Fl. Bras., et SCHNELL, 1965.

Saillantes sur la face dorsale du limbe, les domaties s'ouvrent sur la face ventrale, à l'aisselle des nervures latérales basilaires.

Il est difficile, sur des échantillons d'herbier, d'interpréter morphologiquement une telle anisophyllie, étant donnée la torsion subie par les pétioles et par le rameau. L'examen de rameaux suffisamment longs (Richard s. n., Guyane; Spruce 2165, mars 1852, Amazonie) paraît permettre de conclure que l'anisophyllie est sectoriale, c'est-à-dire qu'il s'agit d'une dorsiventralité; il y a lieu de noter que, dans la mesure où il est permis de conclure à propos d'échantillons d'herbier, il paraît bien s'agir de rameaux latéraux plagiotropes; nous n'avons pu observer, sur les spécimens d'herbier dont nous disposons, de rameaux terminaux orthotropes.

ANISOPHYLLIE ET HÉTÉROPHYLLIE DANS LES STADES JEUNES DE *TOCOTA GUIANENSIS*

On sait que, dans le genre *Tococa*, les poches sont, suivant les espèces, portées par le limbe ou par le pétiole. Nous verrons que cette seconde disposition n'est « pétiole » qu'en apparence, — ce qui explique le paradoxe morphologique que paraît présenter cette dualité de localisation.

Chez *T. guianensis*, les poches sont portées par le pétiole, et saillantes sur la face dorsale. Les deux feuilles de chaque nœud sont égales, et portent chacune une poche (double) semblable. Malgré la localisation « pétiole » des poches, leur ouverture, sur la face ventrale de la base du limbe, se trouve à l'aisselle des nervures basilaires, — comme chez les *Tococa* à poches laminaires et comme chez *Maieta*.

L'étude de semis élevés en serre montre toutefois des structures différentes, liées à la fois à l'hétérophyllie des jeunes stades et à l'ontogénie de la feuille à myrmécodomaties.

De jeunes *Tococa guianensis* hauts de 40 à 60 cm, présentent de la base au sommet :

au nœud 1 : deux feuilles égales ou subégales, totalement dépourvues de poches,

au nœud 2 : une feuille sans poche et une feuille à poche de très petite taille (longue de 3 mm environ),

au nœud 3 : une feuille sans poche ou à poche très petite, opposée à une feuille plus grande à poche de taille normale,

au nœud 4 : une feuille à petite poche opposée à une feuille plus grande à poche de taille normale,

aux nœuds suivants : deux feuilles égales, de grande taille, à poches de dimensions normales; cette structure, définitive, se maintiendra ultérieurement chez les pousses de la plante.

Autrement dit, dans ces stades jeunes, s'observe une structure juvénile caractérisée d'abord par des feuilles dépourvues de myrmécodomaties, puis par des paires de feuilles dont l'une seule possède une poche norma-

lement développée. Corrélativement, la feuille à poche, plus grande que son opposée, possède un pétiole considérablement plus épais que celle-ci.

Sur une plante décapitée observée, la pousse de régénération développée à l'aisselle d'une des feuilles supérieures présentait la même

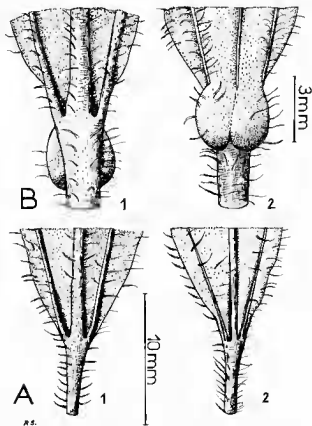


Fig. 1. — Feuilles adultes d'un semis de *Toccoa guanensis* : **A**, une feuille du premier nœud, vers la base de la plante, dépourvue de poches; **1**, face inférieure; **2**, face supérieure. Sur la face supérieure, le limbe, au niveau des aisselles nervuraires inférieures, ne montre qu'une saillie à peine discernable. — **B**, feuille d'un nœud suivant, à poches de petite taille (3 mm); dans cette structure, les relations des poches avec le limbe sont encore nettes.

anisophyllie que les premiers nœuds du semis. C'est un exemple du retour classique d'une structure foliaire juvénile chez les rejets.

La disposition des feuilles sur ces semis suggérerait l'interprétation de cette anisophyllie comme hélicoïdale : les feuilles à poche se trouvent sur l'une des hélices foliaires, — l'autre hélice, à ce niveau jeune, ne comportant que des feuilles plus petites, sans poche ou à poche réduite. L'une

des hélices foliaires se trouverait ainsi en retard par rapport à l'autre en ce qui concerne l'acquisition de la structure définitive du limbe.

Une telle anisophyllie hélicoïdale pouvait, sur les semis observés, être suivie sur 3 à 5 nœuds. Suivant les sujets, elle était dextre ou sénestre.

Pourtant, chez d'autres semis, possédant un nombre plus élevé de nœuds anisophylles, les choses se présentaient autrement : l'anisophyllie hélicoïdale pouvait être suivie sur quelques nœuds, — 3 par exemple, — après quoi il n'était plus possible de la suivre; les feuilles anisophylles suivantes ne pouvaient plus s'inscrire dans cette hélice, et les feuilles, sur 2 ou 3 nœuds, semblaient disposées sur une hélice de sens inverse. Le petit nombre de ces nœuds ne permettait cependant pas une interprétation certaine de cet apparent « rebroussement » de l'hélice. Toujours est-il que ces jeunes plantes pourvues d'un nombre relativement élevé de nœuds anisophylles témoignaient d'une labilité dans la disposition de cette anisophyllie dont l'ordonnance primitive hélicoïdale se modifie aux nœuds plus élevés.

ONTOGÉNIE DES MYRMÉCODOMATIES DE *TOCOCA GUIANENSIS*

Sur le plan de l'ontogénie, les feuilles jeunes (longues, par exemple, de 2-3 cm) de la structure normale ne possèdent pas encore de poches myrmécophiles. Leur forme est semblable à celle des feuilles de nombreuses autres Mélastomacées. Tout au plus peut-on discerner, sur la face

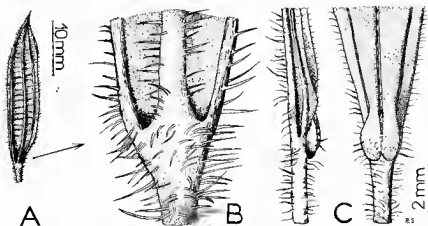


Fig. 2. — Stades jeunes d'une feuille à poches de *Tococa guianensis* : A ce stade, les poches ne sont pas encore individualisées; on remarque les aisolles nervuraires creuses, qui seront le siège de la croissance laminaire aboutissant à l'individualisation des poches. A, feuille entière (face inférieure); B, base des nervures (face inférieure); C, poches en formation chez une jeune feuille; leurs rapports avec le limbe sont encore nets. On remarquera que ce développement ontogénique récapitule dans le temps des stades comparables à ceux que les feuilles successives de la jeune plante présentent dans l'espace.

supérieure de l'extrême base du limbe, de légers renflements pairs qui sont une première ébauche de la poche basale double.

Ce n'est que par la croissance du limbe que s'individualise la structure définitive avec poche. Pendant que le limbe poursuit son accroissement en surface, la région basale du limbe reste étroite, gardant ainsi un aspect apparemment « pétiolaire »; seules les ébauches de poche s'y développent, par une croissance de la surface laminaire à leur niveau. Ainsi les poches d'apparence pétiolaire sont en fait laminaires, et s'ouvrent à l'aisselle des nervures basales.

On notera le développement tardif de ces poches, qui laisse supposer la persistance, à l'aisselle des nervures basales, d'une région ayant conservé des aptitudes à la croissance. Par ailleurs, la croissance en surface qui, à ce niveau, aboutit aux myrmécodomaties n'est qu'une manifestation d'un accroissement en surface, qui, dans le reste du limbe, se réalise de façon bi-dimensionnelle.

INTERPRÉTATIONS. PROBLÈME DES RELATIONS ENTRE MYRMÉCODOMATIES ET ACARODOMATIES

Les plantes tropicales à myrmécodomaties foliaires peuvent se ramener à plusieurs types structuraux :

poches issues de replis basilaires (*Duroia saccifera*, et, dans une moindre mesure, *Gardenia imperialis*),

poches issues d'une croissance en forme de bourses, localisée aux aisselles des nervures inférieures.

C'est à ce second cas que se rattachent *T. guianensis* et *M. guianensis*. On retrouve une structure comparable chez la Sterculiacée africaine *Cola marsupium* K. Schum., qui possède, à l'aisselle des nervures basales, deux poches saillantes également à la face supérieure.

On notera la localisation basale de ces proliférations aboutissant à des poches. Le fait est d'autant plus remarquable qu'il s'observe chez des plantes très éloignées taxinomiquement (Sterculiacées, Méléstomacées), — ce qui laisse supposer qu'il a son origine dans une cause d'ordre général liée à l'architecture même du limbe, et peut-être à sa polarité morphologique.

Chez la Sterculiacée africaine *Cola marsupium*, il arrive fréquemment que des pochettes comparables aux myrmécodomaties basales s'observent à l'aisselle des nervures moyennes, voire supérieures : leur taille diminue de la base au sommet du limbe, jusqu'à être minime et comparable à celle des formations qualifiées d'« acarodomaties »¹. On est ainsi amené à

1. Comme nous l'avons rappelé par ailleurs, ces « acarodomaties » n'ont pas de lien véritable avec les Acariens. Le concept d'acarodomaties, élayé sur des définitions biologiques et non morphologiques, est né à une époque où l'on attachait une importance considérable à la symbiose (DELPIG, LUNDSTROEM...). En fait, la signification de ces acarodomaties, qui sont répandues dans des familles très diverses, paraît à rechercher plutôt dans l'architecture et la phylogénie de la feuille.

voir dans les myrmécodomaties de *Cola marsupium* un cas particulier d'« acarodomaties », — dont la taille serait particulièrement grande à la base du limbe¹. Le gradient dimensionnel des poches axillaires des nervures chez *Cola marsupium*² peut être rapproché d'autres gradients que manifeste le limbe, et pourrait avoir son origine dans les faits physiologiques présidant à l'instauration de l'architecture de la feuille. Toujours est-il que les poches basilaires de *Cola*, *Tococa* et *Maieta* paraissent témoigner d'une véritable polarité du limbe à cet égard.

L'idée d'une homologie des myrmécodomaties avec les acarodomaties, — suggérée par le cas de *Cola marsupium*, — peut être également développée à propos de *Tococa* et *Maieta*, bien que les véritables acarodomaties, fréquentes dans de très nombreuses familles (dont les Sterculiacées), paraissent nettement moins répandues chez les Mélastomacées. L'ouverture des poches de *Tococa* et *Maieta* à l'aisselle de nervures plaide pour poser ce problème.

L'idée d'une interprétation des myrmécodomaties foliaires comme dérivant d'acarodomaties avait déjà été émise par BECCANI (Malesia, 2 : 235) et par K. SCHUMANN (1888, p. 410-412); cet auteur, se basant sur le fait que des espèces dépourvues de myrmécodomaties, mais voisines de plantes qui en possèdent, présentent à l'aisselle des nervures de petites cavités peu accentuées, à aspect d'acarodomaties, a envisagé la possibilité d'une origine des poches foliaires à partir de ces structures. SCHUMANN (p. 412) souligne que chez *Tococa planifolia* Spruce et chez *T. subnuda* Benth., espèces dépourvues de poches, les aisselles des nervures latérales basales forment de petites cavités, légèrement saillantes sur la face dorsale (« schwach angedeutete Aussackung »), et pense que celles-ci peuvent être rapprochées des poches foliaires minuscules (3 mm) de *Tococa truncata* Benth.; de ces dernières on passe facilement aux grosses myrmécodomaties (de l'ordre de 2 cm) des espèces myrmécophiles. Ainsi, par les stades intermédiaires que présentent les structures des diverses espèces, on peut envisager un passage progressif entre les « acarodomaties » des unes et les poches à fourmis des autres. Et SCHUMANN conclut que ces dernières ne sont que des acarodomaties agrandies : « Si sind vergrößerte Domatien » (p. 410).

L'ontogenèse des poches à fourmis confirme pleinement cette interprétation basée sur la comparaison des diverses espèces. Les stades jeunes des myrmécodomaties de *Tococa guianensis* ont une structure morphologique très comparable à celle de véritables acarodomaties.

Par ailleurs, de telles poches axillaires de nervures suggèrent l'idée de la persistance, dans ces aisselles, d'un territoire ayant gardé des aptitudes à la croissance.

On peut, ici, rappeler les récents résultats de notre élève, M^{lle} To Ngoc ANH, qui, étudiant l'anatomie d'un certain nombre d'acarodomaties

1. DE WILDEMAN (1938, p. 47) avait déjà signalé que « les acarodomaties peuvent, dans certains cas... être transformées en myrmécodomaties ».

2. Cf. figures A et F, pl. 7, in SCHNELL et GROUÏ DE BEAUFORT (1966).

axillaires de nervures, y a constaté l'existence d'un flot de cellules petites et à caractères relativement juvéniles. La croissance tardive, aboutissant, — à partir d'acarodomaties ou de structures homologues, — à la constitution de myrmécodomaties basales (*Cola marsupium*, *Tococa*), pourrait sans doute hypothétiquement s'expliquer par une prolifération de cette région à développement retardé, qui aurait, au moins dans certains cas, gardé une aptitude à s'accroître. Une étude ontogénique détaillée de ces myrmécodomaties, — étude qui impliquerait la disposition d'un matériel botanique suffisant, — permettrait de vérifier le bien-fondé d'une telle hypothèse.

Le lien des myrmécodomaties avec une anisophyllie (*Maieta*, semis de *Tococa*) mériterait lui aussi d'être précisé, par une étude morphologique basée sur un matériel abondant et diversifié (pousses orthotropes et plagiotropes). On peut cependant dès maintenant noter :

La localisation des poches chez les limbes les plus grands, — fait qui est peut-être dû à ce que le développement des poches, comme celui du limbe, est lié à l'importance de la croissance en surface,

Le fait que cette anisophyllie est hélicoïdale chez les jeunes semis (axe orthotrope non ramifié) de *Tococa guianensis*, alors qu'elle paraît sectoriale chez des rameaux plagiotropes de *Maieta guianensis*; ces dernières observations, faites sur un matériel d'herbier plus ou moins déformé, gagneraient, pour être confirmées, à être reprises sur la plante vivante, — dont il y aurait lieu d'étudier également le comportement des pousses orthotropes.

Enfin, sur le plan taxinomique, on pourra souligner, entre les genres *Maieta* et *Tococa*, non seulement l'analogie que constitue la structure de leurs myrmécodomaties, mais aussi l'homologie qui existe entre l'anisophyllie normale du premier genre et celle qui caractérise la structure juvénile du second.

BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

- AUBLET PUSÉE. — Histoire des plantes de la Guiane française (1775).
BECCARI O. — Piante ospitatrici ossia piante formicarie della Malesia e della Papuasìa. *Malesia* 2, 340 p. (1884).
CHODAT R. — La biologie des plantes. I, Les plantes aquatiques (1917).
GLEASON H. A. — Myrmecophilous melastomes. *Bull. Torrey Club* 58 : 73-85 (1931).
JACOBS M. — *Domatia*. *Flora Malesiana Bull.* : 1272-1273 (1965).
— On domatia. The viewpoints and some facts. *Koninkl. Nederlandse Akademie van Wetensch.* 69, 3 : 44 p. (1966).
LUNDSTROM A. N. — Von Domatien. *Pflanzenbiologische Studien*, 11. Die Anpassung der Pflanze an Thiere. *Nova Acta Reg. Soc. Upsal*, ser. 3, 13 (1887).
MELIN DOUGLAS. — Contribution to the study of the theory of the selection. I. *Zoolog. Bidrag Uppsala*, 13 : 87-103 (1930-1931).
SCHNELL R. — Le problème des acarodomaties *Marcellia* 31, 2 : 95-107 (1963).
— Remarques morphologiques sur les myrmécophytes. *Colloque de Morphologie végétale*, Montpellier 1965; *Mem. Soc. Bot. Fr.* (1965, sous presse).

- SCHNELL R. et GROUT DE BEAUFORT F. — Contribution à l'étude des plantes à myrmécodomaties de l'Afrique intertropicale. Mémoires Inst. F. Afr. Noire (1966).
- SCHUMANN K. — Einige neue Ameisenpflanzen, *Jahrb. wiss. Bot.* **19** : 357-421 (1888).
- TO NGOC ANH. — Sur la structure anatomique et l'ontogenèse des acarodomaties et les interprétations morphologiques qui paraissent s'en dégager. *Adansonia* **6**, 1 : 147-151 (1966).
- WILDEMAN E. DE. — *Dioscorea* alimentaires et toxiques. Morphologie et biologie. Espèces et variétés congolaises. Mémoires Inst. Roy. Col. Belge **7**, série 8 (1938).